Vestnik zoologii, **41**(3): 227—232, 2007

УДК 597.552.1:591.4(292.419)

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ ЩУКИ (*ESOX LUCIUS*) ТУНДРОВЫХ И ЛЕСОТУНДРОВЫХ ОЗЕР КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Е. Г. Берестовский, И. А. Ерохина

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН,
ул. Владимирская, 17, Мурманск, 183010 Россия
E-mail: chiv1@front.ru

Принято 19 сентября 2006

Морфофункциональные адаптации щуки (*Esox lucius*) тундровых и лесотундровых озер Кольского полуострова. Берестовский Е. Г., Ерохина И. А. — Приведены результаты биологического анализа щуки *Esox lucius* L. из тундровых и лесотундровых озер Кольского п-ова. Темп роста рыб низкий, особенно молоди. На индивидуальном уровне ежегодный прирост длины щук в возрасте (3+)—(7+) составляет 4—15 см, затем он в большинстве популяций снижается до 2—5 см. Темп прироста массы также относительно низкий. Рыба в питании *E. lucius* в этой местности имеет обычно второстепенное значение даже при ее изобилии, а чаще основу невысокого рациона составляют насыщенные каротиноидами амфиподы *Gammarus lacustris*, и этот феномен может быть связан с адаптацией энергетического обмена и репродуктивной функции к экстремальным условиям существования. В исследованных тундровых озерах большинство щук имеет красновато-коричневатое или желтовато-красноватое мясо, и уровень содержания общих каротиноидов в среднем в 2—3 раза превышает эти показатели для рыб из лесотундровых озер.

Ключевые слова: *Esox lucius,* щука, рост, возраст, питание, каротиноиды, Кольский полуостров.

Morphological and Functional Adaptation of the Pike (*Esox lucius*) of the Lakes in the Tundra and Wood and Tundra of the Kola Peninsula. Berestovsky E. G., Yerokhina I. A. — The results of biological analysis of pikes *Esox lucius* L. from tundra and wood-and-tundra lakes of the Kola Peninsula are presented. Rate of body growth of fishes (especially young) was low. The annual growth of length of pikes at the age of (3+)-(7+) was 4—15 cm, then it decreased down to 2—5 cm in the majority of populations. The weight rate of body growth is also rather low. The fish has here usually minor value in the feeding of this predator, and more often their low ration is based on the *Gammarus lacustris* amphipodes make satiated with carotenoids, and this phenomenon may be connected to adaptation of energy metabolism and reproductive function for extreme living conditions. In the tundra lakes the majority of pikes has reddish meat, and the total carotenoids content in 2—3 times exceeds that one for fish in the wood-and-tundra lakes.

Key words: *Esox lucius*, pike, growth, age, feeding, carotenoids, Kola Peninsula.

Введение

Ареал щуки *Esox lucius* L. захватывает весь Кольский п-ов, однако в водоемах лесотундры и тундры Восточного Мурмана она распространена мозаично, причем центром расселения являются редкие водоемы с водной растительностью, пригодной для нерестового субстрата. Данных о биологии щуки в этих природных зонах крайне мало, а между тем именно на краю ареала в наибольшей степени проявляются адаптационные возможности вида в экстремальных для него условиях существования, которые во многих случаях и определяют его границы. Особый интерес представляют популяции некоторых тундровых озер, где большинство щук имеют красновато-коричневатое или желтовато-красноватое мясо, а основу их рациона составляют гаммариды. Для того чтобы выяснить причину этих феноменов нами проведены многосторонние исследования (Берестовский, Ерохина, 2005), которые позволили получить данные о биологии щук в экстремальных заполярных популяциях.

Материал и методы

Материал собран в июне—июле 2002 г. и в июне—сентябре 2003—2004 гг. Проведен биологический анализ 61 щуки из двенадцати лесотундровых озер бассейна Серебрянских водохранилищ, находящихся в среднем течении реки Воронья, и 41 щуки из трех горно-тундровых озер системы Хохрячьего ручья, являющегося нижним притоком р. Воронья (рис. 1). Концентрацию общих каротиноидов определяли спектрофотометрически (Карнаухов, 1988).

Результаты и обсуждение

Размерно-возрастная структура. Достоверно известно, что в малых озерах бассейна Серебрянских водохранилищ обитают щуки длиной до 95 см и массой до 6 кг. В наших уловах встречались особи длиной до 88 см, массой 4,25 кг и в возрасте до 15 лет, причем преобладали рыбы длиной 40—60 см и массой 0,5—1,5 кг в возрасте 5—12 лет. Аналогичная структура популяций наблюдалась в озерах бассейна Хохрячьего ручья, однако особи крупнее 71 см и массы 2,1 кг не попадались, хотя раньше здесь вылавливали щук длиной до 85 см и массой до 3,7 кг (Берестовский, Ерохина, 2005).

Щука в малых озерах тундры и лесотундры растет гораздо медленнее, чем в зоне комфортного обитания вида. Если исходить из результатов обратного расчисления роста, то сеголетки вырастают к зиме всего до 2,3—7,4 см, в среднем до 4,5—4,9 см, а двухлетки до 4,7—17,1 см, в среднем до 9,2—10,4 см, притом, что в центре ареала годовики достигают длины 25—30 см. На индивидуальном уровне ежегодный прирост длины щук в возрасте (3+)—(7+) составляет 4—15 см, в среднем 7—8 см, а затем он в большинстве малых озер снижается до 2—5 см, в среднем до 2,5—3,5 см. В то же время у некоторых особей наблюдаются годы относительно высокого темпа роста, что свидетельствует об уровне потенциальных возмож-



Рис. 1. Карта-схема Кольского полуострова с указанием местоположения исследованных лесотундровых (1) и тундровых (2) озер.

Fig. 1. The scheme map of the Kola Peninsula with indication of studied wood-and-tundra (1) and tundra (2) lakes locality.

ностей. Наиболее точно зависимость между длиной и возрастом рыб при такой закономерности роста аппроксимируется уравнением роста Гомпертца:

$$L_t = L_{max} \cdot e^{-\ln(L_{max}) \cdot e^{k \cdot t}},$$

где L_t – расчетная длина рыбы искомого возраста. При этом L_{max} (максимальная расчетная длина, см), k (расчетный коэффициент) и R (коэффициент корреляции) составили для большинства популяций щук в исследованных лесотундровых озер соответственно 74,2 см, –0,276 и 0,998, а для тундровых – 66,2 см, –0,316 и 0,998. Между тем у щук, обитающих в двух смежных мелководных лесотундровых озерах Копшиньявра и питающихся многочисленным там сигом, существенного снижения темпа роста с возрастом не наблюдается и потому для этой популяции L_{max}, k и R составили соответственно 92,2 см; –0,290 и 0,999.

Зависимость между общей длиной (L, см) и массой (W, г) тела измеренных нами щук аппроксимируется уравнением регрессии $W = 0{,}0077L^{2.934}$ при $R^2 = 0{,}96$. Темп роста массы рыб в малых тундровых и лесотундровых озерах значительно отстает от такового в более южных водоемах Кольского п-ова, а по сравнению с центральной зоной России это различие достигает двойной величины. Причем известно, что в первые годы после образования Верхнесеребрянского водохранилища у расселившихся в нем щук наблюдался относительно высокий темп роста и массы, однако уже через 10 лет естественного отбора там остались только тугорослые особи с низким приростом массы (Колюшев и др., 1985), то есть сложилась популяция с такой же размерно-возрастной и размерно-массовой структурой, как и в малых окрестных озерах. Весьма показательно то, что в аналогичных экстремальных условиях обитания вида на самом северо-востоке России – в Колымо-Анадырском регионе, и линейный, и рост массы щук (Грунин, 2003) имеют совершенно те же закономерности, которые наблюдаются и на Восточном Мурмане.

Размножение. Таяние льда на малых озерах бассейна Серебрянских водохранилищ начинается обычно с конца мая, а в бассейне Хохрячьего ручья – в первой половине июня. В лесотундровых озерах в середине июня нам встречались отнерестившиеся щуки преимущественно на VI стадии или в переходной стадии VI–II. В начале июля в тундровых озерах все особи были в стадии VI–II, а в начале августа уже попадались созревающие самцы в стадии VI–III и даже III–IV, но самки в стадии VI–III отмечены только в начале сентября, основная же их часть оставалась в стадии VI–II. Размеры гонад проанализированных рыб оказались значительно меньше, чем у одноразмерных особей из зоны комфортного обитания вида, что позволяет предположить низкую плодовитость щук в исследованных нами водоемах, а наблюдаемая динамика созревания может свидетельствовать о неежегодном участии хотя бы части самок и самцов в нересте.

Питание. Несмотря на обилие гольяна и колюшек, щука в тундровых озерах в течение всего года довольствуется малым рационом, что подтверждается и низким уровнем ожирения внутренностей. Более того, в этом регионе рыба в питании такого типичного хищника имеет второстепенное значение, и даже в период летнего откорма желудки щук часто бывают или пустыми, или содержат десятки амфипод *Gammarus lacustris*. В малых озерах лесотундры тоже есть водоемы, где у всех щук в пищевом тракте были обнаружены исключительно гаммариды, причем их количество доходило до 230 экз. на особь длиной 50 см. Пока не совсем понятно каким образом морфологически не приспособленная к такой добыче щука столь успешно охотится за мелкими ракообразными, но существует предположение, что она взмучивает хвостом песчано-илистое дно в местах скоплений бокоплавов и хватает их скопом.

Чем же объяснить такой скудный рацион при избытке доступной пищи и парадоксальную избирательность питания? Как показали экспериментальные иссле-

дования метаболизма морских рыб (Карамушко, 2001; Карамушко, Христиансен, 1999), адаптация их к низкой температуре шла по пути снижения годового потребления энергии. Очевидно, это присуще и щукам в исследованных нами популяциях, в результате чего они едят мало, причем ту пищу, которая способствует их выживанию в экстремальных условиях, и растут соответственно медленно. Но вместе с тем при пониженном годовом репродуктивном потенциале относительная эффективность их размножения и уровень выживаемости молоди при возникновении благоприятных условий будут, безусловно, выше, чем в обычных популяциях, что мы связываем с высоким уровнем накопления каротиноидов.

Каротиноиды. Казалось бы, именно тем, что насыщенные каротиноидными липидами гаммариды в тундровых озерах являются предпочитаемой пищей, объясняется красноватого цвета мясо здешних щук, окрашенное «раковыми» пигментами. Но вот у ракоядных щук из некоторых озер бассейна Нижнесеребрянского водохранилища оказалось обычное зеленоватое мясо, а в одном из озер бассейна Верхнесеребрянского водохранилища среди рыбоядных хищниц были две с желтоватыми и красноватыми мышцами, что без дополнительных исследований остается пока загадочным фактом.

Связывая красноватую окраску мяса щук с содержанием в нем каротиноидных пигментов, мы, в то же время, обнаружили эти соединения и у тех рыб, мышцы которых имели обычный зеленоватый цвет, что вполне объяснимо вариациями количественных соотношений различных классов каротиноидов. Данные о 27 выявленных каротиноидах у щук из озер Польши (Czeczuga, Czeczuga-Semeniuk, 2000) свидетельствуют о богатом качественном составе этих соединений, причем это связывают с особенностями питания хищника, основу рациона которого составляют рыбы с интенсивной каротиноидной пигментацией. Обнаруженный нами феномен избирательного поедания гаммарид относится к иной, совершенно специфической стратегии адаптации. Эти рачки аккумулируют намного больше каротиноидов на единицу массы, чем рыбы, причем обнаруженные нами в желудках щук пресноводные бокоплавы вдвое превосходят по уровню их содержания морских сородичей — до 10,2 мг/100 г сырой массы.

Наши исследования показали, что щуки тундровых и лесотундровых озер имеют разные способности и потребности накопления каротиноидов в своих тканях (табл. 1).

Уровень содержания каротиноидов в мышцах щук из лесотундровых озер в среднем близок к величинам, полученным для рыб из польских водоемов

Таблица 1. Содержание общих каротиноидов (мг/100 г сырой массы) в тканях и органах щук
Table 1. Content of total carotenoids (mg/100g wet weight) in tissues and organs of pikes

Пол рыб	Малые озера бассейна р. Воронья		Водоемы Польши (по: Czeczuga, Czeczuga-Semeniuk, 2000)
	лесотундровые	тундровые	
	Мышцы		
Самцы	0,036 (0,001–0,103)	0,099 (0,063–0,217)	0,020
Самки	0,054 (0,016–0,102)	0,100 (0,019–0,211)	0,055 (0,023–0,070)
Ювенильные особи	0,068	—	—
	Печень		
Самцы	0,329 (0,114–0,664)	0,782 (0,535–1,250)	0,086
Самки	0,308 (0,127–0,612)	1,047 (0,413–1,833)	0,126 (0,042–0,247)
	Гонады		
Самцы	0,180 (0,123–0,237)	0,273 (0,220–0,374)	0,037
Самки	0,034	0,400 (0,224–0,536)	0,056 (0,026–0,086)
	Жир на внутренностях		
Самцы	0,057	—	—
Самки	—	—	0,172 (0,028–0,253)

(Czeczuga, Czeczuga-Semeniuk, 2000), однако он вдвое-втрое меньше, чем у щук из тундровых озер. Эти данные тем более интересны в связи с тем, что, в отличие от других лососеобразных, такая аккумуляция протоплазматических липидов в мышцах щук из тундровых озер происходит без параллельного накопления в них резервного (энергетического) запаса жира. Не обнаружено существенной разницы в уровне накопления каротиноидов в мышцах особей разного пола, пойманных в одном месте, хотя можно было бы ожидать повышенное их содержание у самок при созревании икры (Лав, 1976). В то же время при рассмотрении изменений содержания каротиноидов с возрастом наблюдаются отчетливые различия между самцами и самками (рис. 2), выражающиеся в более высоких

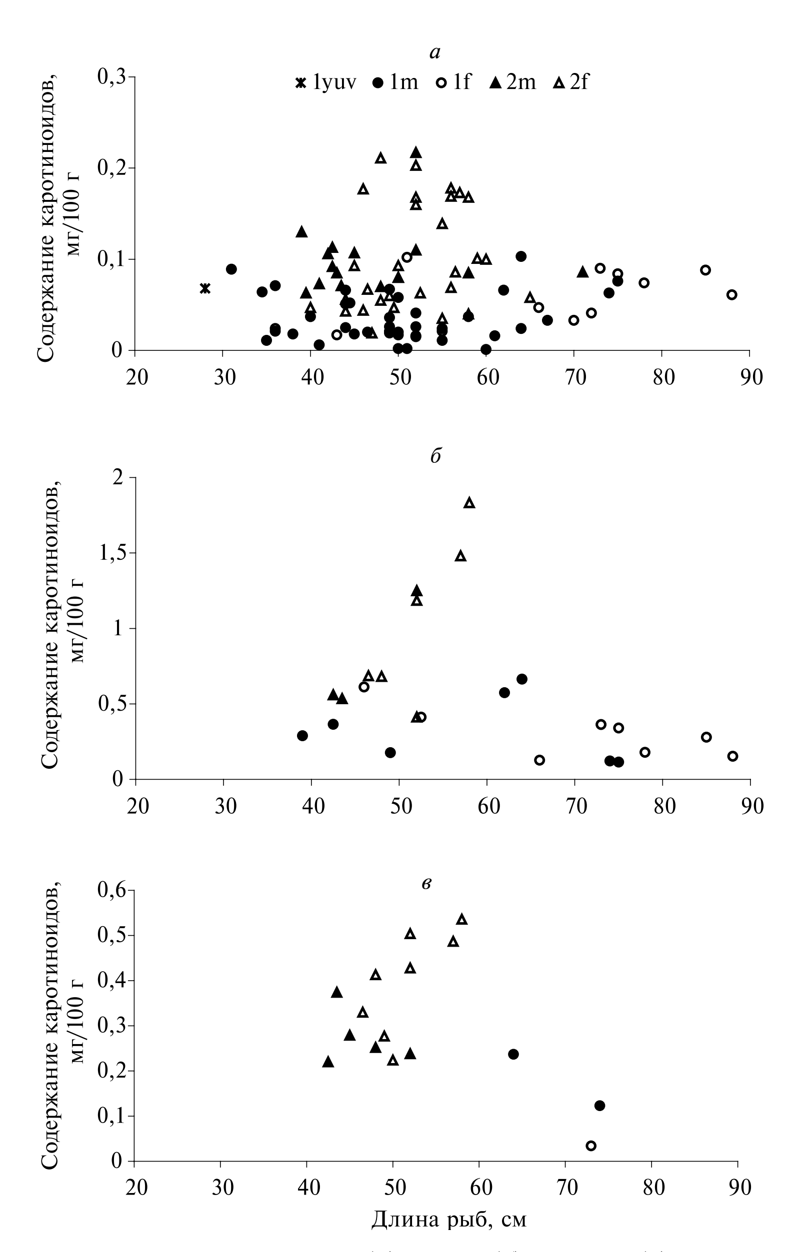


Рис. 2. Содержание каротиноидов в мышцах (*а*), печени (*б*) и гонадах (*в*) ювенильных особей (juv), самцов (m) и самок (f) щук из лесотундровых (1) и тундровых озер (2) в зависимости от размеров рыб.

Fig. 2. Carotenoids content in muscles (*а*), liver (*б*) and gonads (*в*) of juvenile (juv), males (m), females (f) of different length pikes from wood-and-tundra (1) and tundra (2) lakes.

темпах накопления пигментов у последних. Вероятно, у самок в механизме перераспределения каротиноидов в тканях при созревании гонад главенствующую роль играет печень, что особенно выражено у рыб из тундровых озер — уровень каротиноидов в печени самок более чем на треть превышает таковой у самцов.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что феномен целевого накопления каротиноидов в организме заполярных щук является важнейшим звеном в механизме их адаптации к экстремальным условиям среды. По современным представлениям о метаболических адаптациях рыб в условиях Крайнего Севера (Карамушко, 2001), специфичным для этих гидробионтов является пониженное годовое потребление энергии в совокупности с более высокой эффективностью продуцирования вещества, а последнее связано с повышенным уровнем потребления кислорода, дополнительным источником которого служат такие депонирующие структуры, как каротиноиды (Карнаухов, 1988). Кроме кислородзапасающей функции каротиноидов адаптивное значение может иметь и антиоксидантная роль этих соединений, обусловленная наличием у них полиеновой цепи (Микулин, 2000). В условиях заполярных водоемов это актуально в связи с известным (Куликов и др., 1988) явлением активации процессов перекисного окисления липидов при низкой температуре. Поэтому накопление каротиноидов в тканях щук можно рассматривать и как фактор повышения устойчивости к длительному воздействию низкой температуры, и как защиту от нарастающего количества продуктов окисления липидов. Таким образом, относительно высокое содержание этих пигментов у щук, обитающих в экстремальных условиях, по крайней мере с двух вышеупомянутых сторон, обеспечивает их максимальную жизнеспособность на молекулярно-клеточном уровне.

Берестовский Е. Г., Ерохина И. А. Щука Esox lucius L. малых озер Восточного Мурмана: биология, содержание каротиноидов // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана: биология, экология, ресурсы. — Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 2005. — С. 190—207.

Грунин С. И. Линейный и весовой рост обыкновенной щуки Esox lucius из водоемов северо-востока России // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — 2003. — Вып. 2. — С. 382—386.

Карамушко Л. И. Метаболические адаптации рыб высоких широт // Докл. РАН. — 2001. — **379**, № 2. — С. 279—281.

Карамушко Л. И., Християнсен Й. Ш. Метаболизм и метаболическая адаптация у рыб высоких широт // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. — Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 1999. — С. 56—61.

Карнаухов В. Н. Биологические функции каротиноидов. — М. : Наука, 1988. — 240 с.

Колюшев А. И., Кузьмичев А. П., Курникова Т. А., Попов Н. Г. Влияние промысла на формирование ихтиофауны Серебрянского водохранилища и перспективы его рыбохозяйственного использования // Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области. — Мурманск : Изд-во ПИНРО, 1985. — С. 91—114.

Куликов В. Ю., Семенюк А. В., Колесникова Л. И. Перекисное окисление липидов и холодовой фактор. — Новосибирск : Наука, 1988. — 192 с.

Лав Р. М. Химическая биология рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1976. — 349 с.

Микулин А. Е. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб. — М. : Изд-во ВНИРО, 2000. — 231 с.

Czeczuga B., Czeczuga-Semeniuk E. Carotenoid content in some body parts of pike (Esox lucius L.) before, during, and postspawning // Acta ichthyol. et pisc. — 2000. — **30**, N 1. — P. 101—115.